

Н. П. КРИВОШЕИНА.

ОНТОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Изд-во «Наука», Москва, 1969, 291 с., 131 илл., библи. 406 назв., тираж 1300 экз., цена 1 р. 65 коп.

Н. П. Кривошеина уже давно изучает преимагинальные фазы двукрылых. Только в рецензируемой книге использовано 19 ее работ, опубликованных в 1957—1967 гг.

Книга состоит из девяти глав. Две первые — вводные — посвящены обзору современных систем и экологической характеристике отряда. В III и IV главах содержатся данные о морфологии личинок и преобразовании систем органов двукрылых в процессе метаморфоза. В остальных главах рассматриваются различные аспекты онто- и филогенеза личинок и отряда в целом. Работа Н. П. Кривошеиной — первая и в общем удачная попытка наметить направления в развитии многочисленного и разнообразного по формам отряда двукрылых. Классифицируя их по Родендорфу (1964), автор подчеркивает разнообразие экологических, в первую очередь топических и трофических, связей в рамках каждого из трех рецентных подотрядов. С некоторыми оговорками личинки двукрылых разделены на девять морфо-экологических типов.

При описании морфологии личинок Н. П. Кривошеину больше всего интересуют активные системы организма. Заметное место среди них отведено структурам головы. Присоединяясь к точке зрения Снодграсса и не упоминая о более новых взглядах на сегментарный состав головы, автор уделяет основное внимание характеристике конкретных краниальных структур, подводя читателя к выводу, что преобразования головной капсулы личинок (в рамках отряда) шли по пути ее редукции. Редукционные процессы возникали не раз и главным образом в связи с совершенствованием внешнего переваривания.

В этом разделе книги вскользь высказывается ряд положений, требующих уточнения, тем более, что они представляют особый морфогенетический интерес в плане общей морфологии насекомых. Автор рассматривает лоб как производное антеннального сегмента, с чем в свете последних данных о сегментарном составе головы согласиться нельзя. Скорее это остаток древней анцестрально преокулярной сегментарной структуры (Sharov, 1966; Пучкова, 1972). У многих групп личинок двукрылых он слит с клипеусом. Очень часто фронтотрихитальная пластинка доходит или почти доходит до заднего края головы, что свидетельствует о специализации глоточных и цибарияльных насосов (кулицидный, дитомидный, аксимиидный и другие типы). У обладающих большим набором плезиоморфных признаков личинок трихоцеридно-антизоподидного и некоторых других комплексов верхняя губа четко отделена от фронтотрихитальной пластинки, и этот факт приобретает особое значение в свете указаний на постокулярное (преантеннулярное) сегментарное ее происхождение (Siewing, 1963). По-видимому, она вторично приобрела положение предротового склерита, вступившего в пространственную связь с элементами преокулярного значения (Пучкова, 1972). В более ранней литературе намеком на это положение можно считать только сообщение О. А. Мельникова (1970) о отдельной закладке лабральных и фронтотрихитальных структур в эмбриогенезе термита. Еще важнее указать на наличие торм, не очень точно обозначаемых как премандибулы, — подвижных зазубренных пластинок на вентральной поверхности верхней губы трихоцеридно-антизоподидной и хирономидной головы. Это, по всей вероятности, единственный случай сохранения рудиментов гнатобазальных элементов ростокулярного значения. Наконец, последним заслуживающим особого внимания с точки зрения эволюционной морфологии моментом является двучленность мандибул, соединенных с краниумом всего одним мышечком. Примитивные одномышечковые сочленения мандибул обычны для некоторых низших насекомых, но двучленность — явление для насекомых редкое. А наличие ее в группах, обладающих большим числом плезиоморфных признаков и древним скользящим способом питания (трихоцеридно-антизоподидный, хирономидный, птихоптеридный, аксимиидный и табанидный типы), придает этому обстоятельству особый интерес. Если даже беглое знакомство с цефалическими устройствами в книге, не решающей задачи выяснения морфогенеза отдельных структур, наталкивает на такие мысли, то, несомненно, специальный анатомоморфологический анализ цефалических устройств личинок двукрылых позволил бы установить немало интересных фактов и зависимостей.

Автор объединяет различные типы диптероидной головы в три основные группы: личинки с хорошо развитой нередуцированной головной капсулой (7 типов), личинки с частично редуцированной головной капсулой (7 типов) и личинки с полностью реду-

цированной головной капсулой (3 типа). Обсуждая морфологическое значение рото-глочных склеритов личинок мусцидного типа, Н. П. Кривошеина разделяет точку зрения Бишофа (Bischoff, 1925) о комбинированном их происхождении — в результате слияния максиллярных и мандибулярных элементов.

Анализируя особенности пищеварительной и выделительной систем, автор приходит к выводу, что на особенности морфологии кишечника систематическое положение группы влияет значительно больше и определеннее, чем характер пищевых связей. Система же органов дыхания, по мнению Н. П. Кривошеиной, в первую очередь отражает степень приспособленности к среде обитания. В этой связи обсуждаются особенности голо-, пери-, а-, амфи- и метапнейстических типов. Анальные папиллы автор считает специализированным образованием чисто адаптивного характера. В метаморфозе в элементарных случаях трахейная система имаго остается такой же, как у личинок, но число функционирующих дыхалец часто увеличивается, что свидетельствует о том, что многие типы трахейных систем личинок вторичны. Что касается нервной системы двукрылых, то, несмотря на некоторую специфику в пределах каждого подотряда, строение ее наиболее стабильно по сравнению со строением других систем органов. Онтогенетические преобразования в нервной системе происходят главным образом за счет сближения или слияния ганглиев. Преобразования нервной цепочки у длинноусых часто значительнее, чем у короткоусых, что может указывать на процессы эмбрионизации онтогенеза последних.

Метод сравнительного изучения онтогенеза весьма плодотворен. Вследствие неравномерного темпа эволюции различных систем и отдельных органов нельзя выделить какую-либо из современных групп в качестве примитивной, но можно наметить группы с большим числом плезиоморфных черт. Личиночные признаки могут иметь филогенетическое значение при условии учета их возникновения и развития в историческом плане. Такой подход позволяет отделить плезиоморфные признаки от апоморфных. Он и дал возможность Н. П. Кривошеиной обрисовать прототип личинки существующих форм двукрылых. Автор рассмотрел явления конвергенции и условия, их вызывающие. Наибольшее число конвергентных признаков установлено в строении органов дыхания, способах передвижения личинок и их фиксации.

Чем большее значение в жизнедеятельности организма личинки имеет определенная система органов или структура, тем более высокий ранг систематической категории, по мнению Н. П. Кривошеиной, она характеризует. Мнения исследователей, определяющих ранг групп, расходятся чаще всего в тех случаях, когда не сравниваются комплексы имагинальных и личиночных признаков. Автор рассматривает историческое развитие отряда как историю развития личиночных и имагинальных стадий. Несоответствие систем, построенных по признакам имаго и личинок, чаще всего, по мнению автора, объясняется недостатком знаний и свидетельствует об искусственности обеих или одной из предлагаемых систем.

На рис. 131 приведена интересная схема направлений исторического развития личинок двукрылых. На ней — два ствола, близких к исходному: один — бибиоморфная и типоморфная специализированные группы, другой — комплекс почвообитающих психидидо-анизоморфных форм и наземных прямо- и круглошовных. Каждая из этих трех групп в свою очередь дала и вторичноводные формы. Интересно, что у прямошовных сохранилась такая плезиоморфная черта, как двучленность мандибул, а лабиум у них даже примитивнее, чем у трихоцеридно-анизоподидного комплекса. И тем не менее по сумме признаков последние древнее.

В целом работа Н. П. Кривошеиной представляет большой интерес не только для диптерологов, но и для морфологов и систематиков-эволюционистов. Формулировки автора иногда несколько расплывчаты и требуют от читателя активного, порой несколько утомляющего внимания, однако это компенсируется тем, что излагаемые факты и обобщения очень интересны. Книга хорошо издана, но, к сожалению, не все процитированные в ней работы включены в общий список литературы. Книга в скором времени станет библиографической редкостью, поскольку она издана небольшим тиражом.

ЛИТЕРАТУРА

- Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых. М.
 Мельников О. А. 1970. Эмбриогенез *Anacanthotermes ahngerianus* (Isoptera, Hodotermitidae), ларвальная сегментация и природа лабрума. Зоол. журн., т. XL, в. 6.
 Пучкова Л. В. 1972. Ларвальные и постларвальные сегменты головы насекомых. Вестн. зоол., № 4.
 Bischoff W. 1925. Über die Kopfbildung der Dipterenlarven. III. Arch. Naturgesch., A, Bd. 90, № 8.
 Sharov A. G. 1966. Basic Arthropodan Stock with special Reference to Insects. Pergamon Press.
 Siewing R. 1963. Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. Zool. Anz., Bd. 170, № 11—12.

Л. В. Пучкова